

ВЛИЯНИЕ КОМБИНИРОВАННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ РЕНТГЕНОВЫМИ ЛУЧАМИ И ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРОЙ НА ПРОЦЕСС КРОССИНГОВЕРА У ДРОЗОФИЛЫ

Суреш П. Синха *

Кроссинговер имеет большое эволюционное значение как один из важных механизмов, обуславливающих комбинативную изменчивость. Изучение механизма этого явления открывает возможность познания структуры хромосом, процесса их репродукции, процесса мутирования и внутрихромосомных рекомбинаций. Одним из подходов к пониманию механизма кроссинговера является использование некоторых внешних агентов, влияющих на этот процесс. Многими исследователями было показано, что температура (Plough, 1917), возраст (Bergner, 1928), хромосомные инверсии (Steinberg, 1936), концентрация минеральных ионов (Levine, 1955) и излучение (Muller, 1925) модифицируют процесс кроссинговера.

В наших предварительных исследованиях была изучена величина спонтанного кроссинговера у четырех диких линий *Drosophila melanogaster*, карiotипы которых не содержат никаких видимых хромосомных aberrаций. Анализируемые линии удалось разделить на две группы: с относительно высоким и относительно низким уровнями спонтанного кроссинговера (Синха, 1964). Для объяснения этого различия между линиями М. Е. Лобашевым было высказано предположение, что они могут отличаться друг от друга степенью спирализации хроматидных нитей или какими-то другими тонкими структурными особенностями, нарушающими конъюгацию хромосом.

В настоящей работе изучалось влияние высокой температуры и рентгеновых лучей на частоту рекомбинаций у двух разных линий — с высокой и низкой частотами спонтанного кроссинговера — с целью выяснения причины межлинейной изменчивости.

Влияние высокой температуры и рентгеновых лучей на частоту кроссинговера изучалось у взрослых мух линий Магарах и Д-18 в возрасте 0—24 ч. Линия Магарах характеризуется сравнительно низкой, а линия Д-18 сравнительно высокой частотой спонтанного кроссинговера (Синха, 1964). Эти линии поддерживались в течение нескольких лет в небольших массовых культурах.

Для решения поставленной задачи были проведены следующие варианты опыта: вариант *t* — воздействие высокой температурой (37°) в течение 8 ч; вариант *x* — облучение рентгеновыми лучами в дозе 2000 р; вариант *xt* — последовательное применение обоих факторов примерно через 10 мин после облучения той же дозой (дополнительное температурное воздействие при вышеуказанных условиях); контроль (К) — без воздействия.

Для облучения был использован аппарат РУМ-11. Режим облучения: напряжение 200 кВ; сила тока — 15 мА; расстояние от антикатада — 17,5 см; фильтр — 0,5 мм Си; мощность — 250 р/мин.

Частота кроссинговера оценивалась между тремя маркерами *b* (48,5), *cn* (57,5) и *vg* (67,0) второй хромосомы. Линия мух с маркерами длительное время инбридировалась. Маркеры *b* и *cn* лежат по обе стороны от центромера, который расположен в локусе 57,0.

От гетерозиготных самок контрольного и опытных вариантов было получено шесть кладок: 1-я — в течение 1—3-го дней; 2-я — 4—5-го;

* В настоящее время автор статьи работает по адресу: Отделение зоологии Багалпурского университета, штат Бихар, Индия.

3-я — 6—7-го; 4-я — 8—9-го; 5-я — 10—11-го; 6-я — 12—14-го дней. Первая и шестая кладки были трехдневные, а четыре остальные — дневные.

Оценивалось потомство только тех самок, которые откладывали яйца на протяжении всех шести кладок. Культуры развивались при температуре $25 \pm 0,5^\circ$.

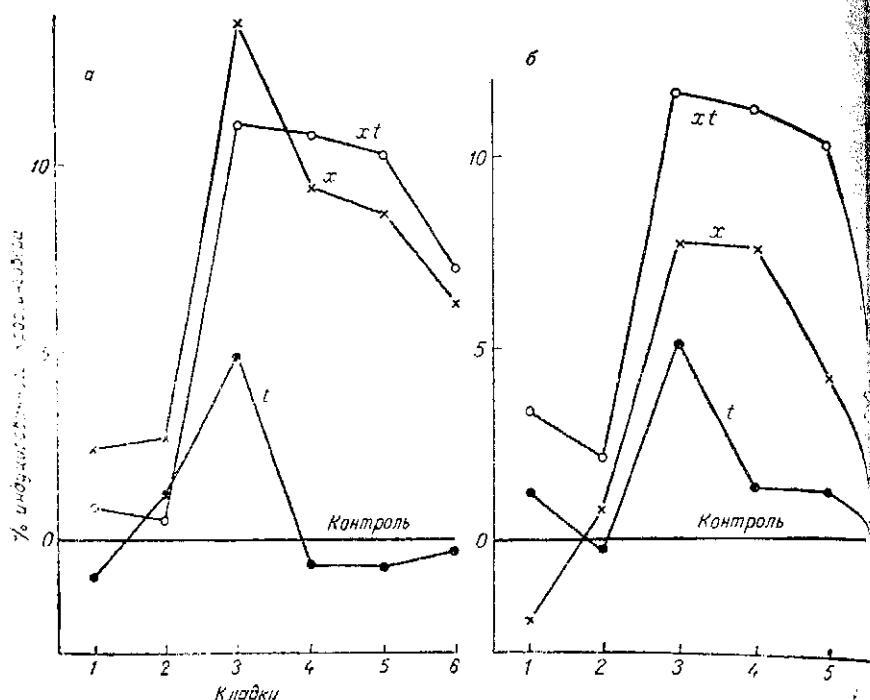


Рис. 1. Зависимость частоты индуцированного кроссинговера от возраста самок в разных вариантах опыта у разных линий *D. melanogaster*.

а — линия Д-18, б — линия Магарац.

Полученные нами результаты говорят о том, что температура увеличивает частоту кроссинговера в обеих линиях (рис. 1). Это увеличение наблюдается в определенное время, а именно в 3-й кладке (6—7-й день). В других кладках такого повышения над соответствующую контрольную величину ни в одной линии не обнаружено (табл. 1 и 2). Сравнительное изучение величины индуцированного кроссинговера в 3-й кладке (за вычетом контрольной величины) показало, что по чувствительности к температуре линии не отличаются друг от друга ($t_{\text{diff}} = 0,20$).

В варианте x, где мухи облучались дозой 2000 p, достоверное повышение частоты кроссинговера обнаруживается у обеих линий только в 3-й кладке. У линии Магарац это повышение продолжается до 6-й кладки. В 6-й кладке величина кроссинговера в этой линии снижается и не отличается от контроля ($t_{\text{diff}} = 0,84$) (рис. 1). В линии Д-18 подобное снижение частоты кроссинговера до контрольного уровня не было обнаружено. Как в линии Магарац, так и в линии Д-18 самая высокая частота кроссинговера в x-варианте наблюдается также в 3-й кладке (6—7-й день).

Таблица 1

Влияние рентгеновых лучей (2000 p) и высокой температуры (37°) на частоту кроссинговера между маркерами *b*, *cn* и *vg* у разных линий *Drosophila melanogaster*

№ кладок	Варианты	Линия Магарач				Линия Д-18			
		Общее число особей	% рекомбинантных особей	t_{diff}		Общее число особей	% рекомбинантных особей	t_{diff}	
				с контролем	с х-вариантом			с контролем	с х-вариантом
1	K	1992	$13,96 \pm 0,77$	—	—	2203	$15,93 \pm 0,78$	—	—
	t	3230	$15,20 \pm 0,62$	1,27	—	2732	$14,88 \pm 0,76$	1,00	—
	x	2744	$11,80 \pm 0,62$	2,73	—	2019	$18,33 \pm 0,86$	2,07	—
	xt	1695	$16,64 \pm 0,91$	2,23	4,40	663	$16,74 \pm 1,45$	0,50	0,94
2	K	2164	$11,14 \pm 0,68$	—	—	2033	$13,13 \pm 0,75$	—	—
	t	3639	$10,85 \pm 0,50$	0,34	—	4103	$14,33 \pm 0,55$	1,30	—
	x	2517	$11,88 \pm 0,65$	0,80	—	2599	$15,85 \pm 0,71$	2,62	—
	xt	2657	$13,21 \pm 0,56$	2,35	1,57	3004	$13,65 \pm 0,62$	0,53	2,34
3	K	2358	$10,39 \pm 0,63$	—	—	1923	$14,35 \pm 0,80$	—	—
	t	3428	$15,52 \pm 0,62$	5,83	—	3515	$19,20 \pm 0,90$	4,42	—
	x	1948	$18,07 \pm 0,87$	7,11	—	2534	$27,98 \pm 0,89$	11,36	—
	xt	3679	$22,02 \pm 0,68$	12,64	3,90	2498	$25,38 \pm 0,87$	9,33	2,10
4	K	1584	$9,72 \pm 0,74$	—	—	1393	$15,94 \pm 0,98$	—	—
	t	3178	$11,04 \pm 0,53$	1,45	—	3795	$15,31 \pm 0,58$	0,55	—
	x	1818	$17,27 \pm 0,89$	6,51	—	2489	$25,19 \pm 0,87$	7,06	—
	xt	3280	$20,88 \pm 0,71$	10,94	3,20	3054	$26,62 \pm 0,80$	8,75	1,21
5	K	1323	$8,71 \pm 0,74$	—	—	1291	$13,40 \pm 0,95$	—	—
	t	3668	$10,01 \pm 0,50$	1,40	—	3398	$12,63 \pm 0,57$	0,70	—
	x	1435	$12,86 \pm 0,89$	3,61	—	2137	$21,99 \pm 0,89$	6,61	—
	xt	3283	$18,09 \pm 0,67$	9,32	4,62	2907	$32,56 \pm 0,79$	8,26	1,38
6	K	1094	$12,52 \pm 1,00$	—	—	885	$15,03 \pm 1,20$	—	—
	t	3385	$12,68 \pm 0,58$	0,11	—	3824	$14,70 \pm 0,67$	0,25	—
	x	1301	$13,66 \pm 0,95$	0,84	—	1354	$21,12 \pm 1,11$	3,74	—
	xt	3786	$16,85 \pm 0,60$	3,70	2,85	3109	$22,19 \pm 0,74$	5,08	0,80

Надо заметить то важное обстоятельство, что частота индуцированного кроссинговера у линии Д-18 при облучении рентгеновыми лучами (табл. 2) выше соответствующей величины у линии Магарац. Эта разница достигает достоверного уровня во всех кладках, кроме 4-й.

Таблица

Частота индуцированного кроссинговера (в %) между маркерами *b*, *sp* и *h* (за вычетом соответствующей контрольной величины) у линий Магарац и Д-18

№ кладок	Вариант	Магарац	Д-18	$t_{\text{дн}}$
1	<i>t</i>	1,24 ± 0,99	-1,05 ± 1,09	1,55
	<i>x</i>	-2,15 ± 0,99	2,40 ± 1,16	3,00
	<i>xt</i>	3,32 ± 1,20	0,81 ± 1,66	1,25
2	<i>t</i>	-0,29 ± 0,85	1,20 ± 0,90	1,20
	<i>x</i>	0,74 ± 0,95	2,72 ± 1,01	1,45
	<i>xt</i>	2,67 ± 0,89	0,50 ± 0,95	1,20
3	<i>t</i>	5,13 ± 0,88	4,85 ± 1,20	0,20
	<i>x</i>	7,68 ± 1,08	13,63 ± 1,20	3,70
	<i>xt</i>	11,63 ± 0,93	11,03 ± 1,18	0,40
4	<i>t</i>	1,32 ± 0,91	-0,63 ± 1,14	1,41
	<i>x</i>	7,55 ± 1,16	9,25 ± 1,31	1,00
	<i>xt</i>	11,16 ± 1,03	16,68 ± 1,27	0,30
5	<i>t</i>	1,24 ± 0,80	-0,77 ± 1,11	1,41
	<i>x</i>	4,18 ± 1,16	8,59 ± 1,36	2,54
	<i>xt</i>	10,32 ± 1,00	16,16 ± 1,23	0,10
6	<i>t</i>	0,16 ± 1,15	0,33 ± 1,33	0,10
	<i>x</i>	1,14 ± 1,38	6,09 ± 1,28	2,63
	<i>xt</i>	4,35 ± 1,66	7,16 ± 1,41	1,30

В варианте *xt* отмечено максимальное повышение процента кроссинговера в 3-й кладке, как и в двух других вариантах (*x* и *t*). Несмотря на то, что у обеих линий это повышение с 4-й кладки начинает медленно снижаться, оно достоверно выше контроля. Что касается различия между частотами кроссинговера в *x*- и *xt*-вариантах, то у разных линий оно проявляется по-разному: у линии Магарац во всех кладках, кроме 2-й (4—5-й дни), величина кроссинговера в *xt*-варианте достоверно выше, чем в *x*-варианте, в то время как у линии Д-18 ни в одной кладке эти величины достоверно не отличаются.

Для объяснения этих межлинейных различий, которые могли возникнуть как результат более высокой стерильности у линии Д-18, чем у линии Магарац, интересно было сравнить влияние температуры рентгеновых лучей в отдельности и влияние их последовательного действия на фертильность обеих линий.

Вычислялся индекс фертильности по каждой кладке для *x*- и *xt*-вариантов по формуле:

$$\frac{\text{ОП}}{\text{К}} \cdot 100,$$

где ОП — обозначает среднюю фертильность гетерозиготных мух в опыте (*x* и *xt*) и К — в контрольном варианте. За 100% принята фертильность каждой линии в контроле. Полученные данные показали (рис. 2), что по фертильности в *x*-варианте эти линии дают сходные результаты, но в *xt*-варианте было обнаружено, что индекс фертильности у линии Д-18 несколько ниже, чем у линии Магарац.

В свете полученных данных было целесообразно провести еще один опыт с линией Д-18. Вместо 2000 p , как в предыдущем варианте, одна группа мух линии Д-18 облучалась дозой 1000 p — x' -вариант, а другая после облучения дозой 1000 p подвергалась дополнительному температурному воздействию (37° в течение 8 ч) — $x't$ -вариант. Полученные

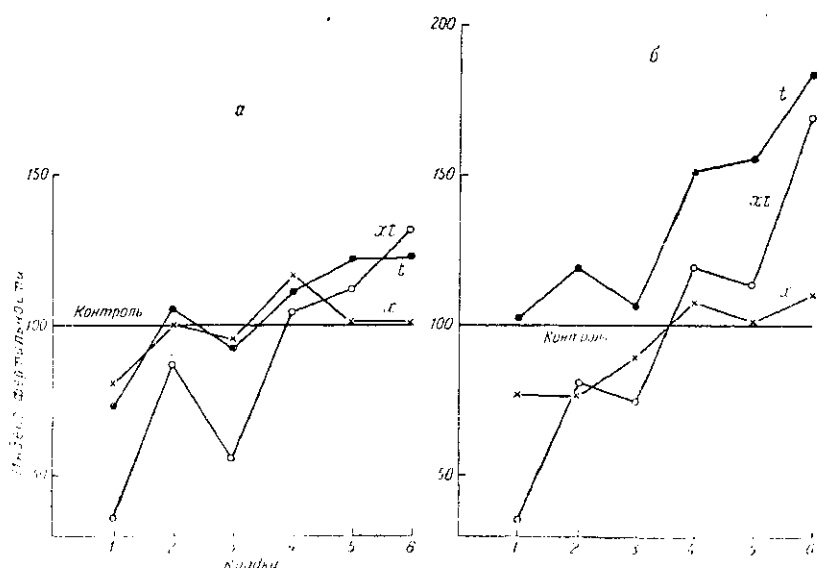


Рис. 2. Зависимость плодотворности от возраста самок в разных вариантах опыта у разных линий.

а — линия Д-18, б — линия Магарац.

В этом опыте данные (табл. 3 и рис. 3) показали, что с 3 до 5-й кладки (6-11-й дни) величины кроссинговера в $x't$ -варианте опыта достоверно выше, чем в x' -варианте, как и в линии Магарац при 2000 p .

Используемые нами в этих экспериментах факторы — температура, рентгеновые лучи и их последовательное действие — индуцируют крос-

Таблица 3

Влияние рентгеновых лучей (1000 p) и высокой температуры (37°) на частоту кроссинговера между маркерами b , cn и vg в линии Д-18

№ кладок	Вариант	Общее число особей	% рекомбинантных особей	$t_{\text{ант}}$ с x -вариантом
1	x	1804	$14,40 \pm 0,82$	0,75
	xt	3181	$15,18 \pm 0,64$	
2	x	1950	$12,97 \pm 0,76$	1,53
	xt	2869	$14,50 \pm 0,66$	
3	x	1626	$20,00 \pm 1,01$	3,52
	xt	2391	$24,64 \pm 0,88$	
4	x	1638	$19,90 \pm 0,98$	3,43
	xt	1613	$23,74 \pm 1,06$	
5	x	1393	$16,10 \pm 0,98$	3,44
	xt	2632	$20,40 \pm 0,78$	
6	x	844	$18,80 \pm 1,34$	0,96
	xt	2088	$20,33 \pm 0,88$	

синговер, главным образом, между маркерами *b* и *sp*, которые находятся в гетерохроматиновых районах по обе стороны от центромера. В эухроматиновом районе *sp—ug* хотя и было замечено повышение частоты кроссинговера, но оно не достигло достоверного уровня.

Таким образом, полученные данные показывают, что температурно-лучевое и их комбинированное действие индуцируют кроссинговер в обеих линиях — Магарах и Д-18. Это было исследовано так же и в ряде более ранних работ других авторов (Plough, 1917; Stern, 1936; Захаров и Инге-Вецтомов, 1964).

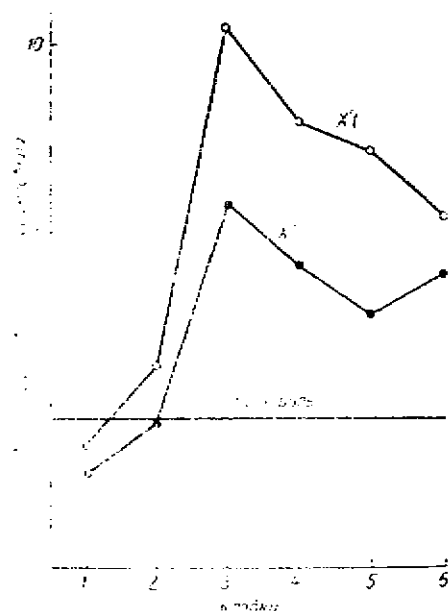


Рис. 3. Зависимость частоты индуцированного кроссинговера от возраста самок в x' - и x' -вариантах ($x = 100р$) у линии Д-18.

Однако в наших опытах было обнаружено повышение частоты кроссинговера при температурном воздействии не на всех стадиях оогенеза. По данным Р. Кинга (King, 1957), зародышевые клетки, дающие потомство 6—7-й день, в момент температурного воздействия находились на стадии профазы I.

Согласно нашим данным, частота индуцируемого температурой кроссинговера у обеих линий одинакова при сравнении по отдельным кладкам (табл. 2). Следовательно, по своей чувствительности к температуре в отношении кроссинговера эти линии не отличаются. Влияния температуры на плодовитость гетерозигот самки с 1 до 3-й кладки в обеих линиях не наблюдалось. Начиная с 4-й кладки и далее, т. е. из зародышевых клеток в момент воздействия находившихся в премейотическом состоянии, у обеих линий было обнаружено значительное повышение плодовитости (рис. 2). Это повышение в линии Магарах значительно больше, чем в линии Д-18. На основе предварительных данных можно предполагать, что температура каким-то физиологическим путем ускоряет процесс созревания яйцеклеток, повышая тем самым плодовитость самок (Mohr a. Alan, 1964; Pogo a. Agce, 1964). Сходное объяснение можно предположить для наблюдающегося повышения плодовитости в премейотических стадиях в x' -вариантах (4, 5, 6-я кладка).

У обеих линий в x' -варианте, где самки были облучены дозой 2000, как в t' -варианте, самой чувствительной стадией оказалась профаза I (3-я кладка). Следует подчеркнуть, что облучение индуцировало увеличение частоты кроссинговера как в клетках, находящихся на стадии профазы I, т. е. в ооцитах (3-я кладка), так и в клетках, находящихся в премейотических стадиях — оогонии (4, 5 и 6-я кладки). Предположительно это можно объяснить следующим образом. По-видимому, повышение частоты кроссинговера в 4-й и последующих кладках вызывается индукцией каких-то изменений в хромосомах, которые реализуются лишь при конъюгации хромосом в профазе I.

Предыдущие исследования (Волчков и Воробцова, 1964) показали, что по частоте возникновения индуцированных доминантных летальных мутаций линия Магарах является радиоустойчивой, а линия Д-18 —

радиочувствительной. Данные, полученные в х-варианте по кроссинговеру, позволяют сделать сходные выводы. Величина индуцированного кроссинговера в х-варианте в четырех кладках в радиочувствительной линии Д-18 всегда достоверно выше, чем в радиоустойчивой линии Магарац (табл. 2).

В одной из наших предыдущих работ (Сниха, 1964) было показано, что линия Д-18 дает сравнительно высокий процент спонтанного кроссинговера, а линия Магарац — сравнительно низкий. В свете данных, полученных в х-варианте, можно сделать вывод, что в основе спонтанного и индуцированного кроссинговера лежит, по-видимому, общий механизм. Облучение лишь ускоряет эти процессы.

У обеих линий в х-варианте обнаруживается более низкая, чем в контроле, фертильность в 1, 2, 3-й кладках. Однако в 4, 5, 6-й кладках плодовитость в х-варианте не отличается от контроля. Это объясняется, вероятно, тем, что некоторые хромосомные разрывы, вызванные рентгеновыми лучами в постмейотических клетках, сохраняются и лишь только во время оплодотворения реализуются как летальные мутации, снижающие плодовитость в первых трех кладках. Хромосомные разрывы, возникшие на предмейотических стадиях, не могут проходить через мейоз, который для них является элиминирующим фильтром. Таким образом, при наличии механизма компенсаторного деления никакого снижения фертильности не должно обнаруживаться среди потомков тех клеток, которые во время облучения находились в предмейотических стадиях.

В х-варианте выявилось увеличение частоты кроссинговера у линии Магарац по сравнению с соответствующими значениями х-варианта. Такое повышение достигает достоверного уровня начиная с 3 до 6-й кладки (с 6 до 14-го дня). В линии Д-18 такого увеличения не обнаружено. Работая с линией Кантон-С, которая по данным И. Е. Воробцов (1963) является радиочувствительной, И. А. Захаров и С. Г. Инге-Вечтомов (1961) получили аналогичное отсутствие повышения частоты кроссинговера в х-варианте по сравнению с х-вариантом. Это можно объяснить следующим образом. При воздействии рентгеновыми лучами индуцируются какие-то изменения в структуре хромосом, способствующие кроссинговеру. Поскольку линия Магарац является радиоустойчивой (как показано в настоящей и предыдущих работах), количество подобных структурных изменений у нее могло быть сравнительно меньшим, чем у радиочувствительных линий Д-18 и Кантон-С. Поэтому дополнительное воздействие температурой на особи линии Магарац может увеличивать количество предполагаемых изменений, способствующих реализации индуцированного кроссинговера. В линиях Д-18 и Кантон-С, где облучение высокими дозами (2000 и 1500 р) в опытах И. А. Захарова и С. Г. Инге-Вечтомова вызывало максимальное количество изменений, увеличение за счет дополнительного температурного воздействия уже мало вероятно. При дополнительном воздействии температурой имеющиеся хромосомные изменения в линиях Д-18 и Кантон-С реализуются в хромосомные aberrации, большинство из которых являются летальными. Наши результаты по изучению плодовитости этих линий (рис. 2) действительно показали, что у линии Д-18 фертильность в х-варианте значительно ниже, чем у линии Магарац, хотя в х-варианте обе линии имели равный индекс плодовитости.

Из предыдущего обсуждения возникает вопрос: может ли дополнительное действие температуры увеличить количество структурных изменений хромосом у гетерозиготных самок линии Д-18, если их облучать не высокой (2000 р), а сравнительно низкой дозой? Полученные результаты (табл. 3) согласуются с высказанной гипотезой. Дополни-

тельное температурное воздействие после облучения дозой 1000 p в x' -варианте у линии Д-18 статистически достоверно повышает частоту кроссинговера, по сравнению с соответствующей частотой в x' -варианте (1000 p).

Многие исследователи считают, что при индуцировании кроссинговера происходит реципрокная транслокация между хроматидами гомологичных хромосом. Они пришли к этому выводу в связи с тем, что агенты, которые вызывают хромосомные транслокации, могут также индуцировать и кроссинговер (Muller, 1954; Kaufmann, 1954). Однако такое объяснение механизма индукции кроссинговера хотя и кажется очень вероятным, но не совсем удовлетворительно по следующим причинам:

1. После облучения частота кроссинговера повышается в центромерном районе и снижается на концах хромосом (Kikkawa, 1953; Whittinghill, 1955). По мнению Г. Меллера (Muller, 1954), такое снижение частоты кроссинговера на хромосомных концах может происходить вследствие интерференции, однако явление интерференции чаще всего наблюдается именно в тех хромосомных районах, которые расположены ближе к месту кроссинговера.

2. Данные, полученные Б. Кауфманом (Kaufmann a. oth., 1946), свидетельствуют о том, что рентгеновые лучи вызывают хромосомные разрывы по всей длине хромосом, а не в каком-то определенном участке. Что же касается воздействия лучей Рентгена на процесс кроссинговера, то оно специфично в том, что последний индуцируется чаще всего в центромерном районе хромосомы.

3. Излучение ионизирует и такие факторы, как температура, возраст, которые влияют на процесс кроссинговера, не вызывают хромосомные aberrации.

1. Дж. Гершковитц и С. А. Абрахамсон (Herskowitz a. Abrahamson, 1957) показали, что хромосомные aberrации, имитирующие кроссинговер, действительно возникают после облучения, хотя выявляются позднее (у самок, например, в первых кладках), а не в период наибольшей частоты индуцированного кроссинговера.

Х. Матсура (Matsuura, 1960), Дж. Шульд и Г. Редфилд (Schult a. Redfield, 1951) для объяснения механизма индуцированного кроссинговера выдвинули гипотезу о том, что факторы, которые влияют на процесс кроссинговера, действуют, изменяя степень спирализации хроматидных нитей. Степень спирализации хроматидных нитей крайне чувствительна к облучению (Whitefield a. oth., 1964), к температурному изменению (Matsuura, 1940; Swanson, 1943) и к другим агентам. В. Вельшонсом (Welshons, 1955) было доказано, что центромерный район характеризуется наибольшей спирализацией хромосом. По его мнению, низкий уровень спонтанного кроссинговера в этом районе связан именно с такой причиной. Можно поэтому предположить, что любой фактор, воздействие которого способно растянуть хромосомную спираль, может индуцировать кроссинговер. Вероятно, растяжение спирали с помощью таких факторов производится косвенным образом за счет изменения ионной концентрации окружающей хромосому среды (Browning, 1949; Levine, 1955; Steffensen, 1955).

Поскольку количество витков спирали хромосом на определенной стадии строго определено (Yost a. Benneyan, 1957), то растяжение спирали в центромерном районе компенсаторно увеличивает степень спирализации на концах хромосом, в результате чего здесь и происходит снижение частоты кроссинговера.

Результаты, полученные нами при действии ЭДТА на процесс кроссинговера у линий Д-18 и Магарац (Синха, 1965), позволяют сделать

тот же вывод, что линии могут отличаться по степени спирализации своих хроматидных нитей.

В свете всего вышесказанного можно предполагать, что линия Магарац, которая дает низкий процент спонтанного кроссинговера, имеет более спирализованные хромосомы, чем линия Д-18, которая дает сравнительно высокий процент спонтанного кроссинговера. При облучении одной и той же дозой рентгеновых лучей спираль хроматидных нитей линии Д-18 растянется больше, чем хроматидные спирали линии Магарац, и таким образом частота индуцированного кроссинговера у линии Д-18 оказывается большей, чем у линии Магарац.

При дополнительном температурном воздействии у линии Магарац еще остается возможность некоторой деспирализации хромосом, а отсюда и увеличения частоты кроссинговера. При облучении линии Д-18 дозой 2000 *p* спирали хромосом растягиваются полнее, и поэтому дополнительное воздействие температуры не увеличивает более частоту рекомбинации, хотя вызывает хромосомные разрывы, снижая таким образом плодовитость.

В x' -варианте опыта с линией Д-18, где после облучения дозой 1000 *p* применялось дополнительное температурное воздействие, было получено повышение частоты кроссинговера по сравнению с x' -вариантом. Эти данные вполне согласуются с нашей гипотезой. При облучении дозой 1000 *p* хромосомные спирали линии Д-18 частично раскручиваются, и тогда температура имеет возможность еще больше растянуть эту спираль.

Отсутствие межлинейной разницы по величине кроссинговера при частом температурном воздействии может быть связано с тем, что температура, являясь очень стабильным мутагеном по сравнению с рентгеновыми лучами, не может служить индикатором степени спирализации хроматидных нитей.

Таким образом, сравнив полученные нами данные с описанными в литературе, можно предположить, что в основе наблюдаемой межлинейной изменчивости по частоте возникновения спонтанного и индуцированного кроссинговера лежит различная степень спирализации хроматидных нитей.

ВЫВОДЫ

1. При воздействии высокой температурой на гетерозиготных самок двух линий Магарац и Д-18 *Drosophila melanogaster* обнаружено повышение частоты кроссинговера в потомстве 6—7-го дня кладки (т. е. стадия профазы I в момент облучения).

2. При облучении таких же самок дозой 2000 *p* повышение частоты кроссинговера обнаруживается также в кладках на 6—7-й день. Это повышение у линии Магарац сохраняется до 11-го дня, а у линии Д-18 — до 14-го дня.

3. Сравнительное изучение величины индуцированного рентгеновыми лучами кроссинговера у двух линий показало, что линия Магарац является радиоустойчивой, а линии Д-18 — радиочувствительной.

4. При дополнительном температурном воздействии (37° в течение 8 ч) после облучения дозой 2000 *p* частота индуцированного кроссинговера увеличивается у радиоустойчивой линии Магарац и не увеличивается у радиочувствительной линии Д-18. Подобное увеличение частоты кроссинговера при дополнительном воздействии температуры было обнаружено у радиочувствительной линии Д-18, когда вместо 2000 *p* применялась доза 1000 *p*.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробцова И. Е. 1963. ДАН СССР, 153: 943—946.
 Волчков Ю. А. и Воробцова И. Е. 1964. Вестник ЛГУ, 15: 124—129.
 Захаров И. А. и С. Г. Инге-Вечтомов. 1961. В сб.: Исследования в цитогенетике. Изд. ЛГУ, 1: 25—37.
 Синха С. П. 1964. Вестник ЛГУ, 15: 130—135.
 Синха С. П. 1965. Вестник ЛГУ, 9: 130—135.
 Bergner A. D. 1928. J. Exper. Zool., 50: 107—163.
 Browning I. 1949. Univ. Texas Publ., 4920: 57—62.
 Herskowitz I. H. a. S. Abrahamson. 1957. «Genetics», 42: 444—453.
 Kaufmann B. P., A. Hollaender a. H. Gay. 1946. «Genetics», 31: 367.
 Kaufmann B. P. 1954. Radiation Biology. Ed. by A. Hollaender. N. Y., McGraw Hill, 9. 1.
 Kikkawa H. 1934. J. Genetics, 28: 329—348.
 King R. C. 1957. «Growth», 21: 95—102.
 Levine R. P. 1955. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 8. 4: 727—730.
 Matsuura H. 1940. «Cytologia», 10: 390—405.
 Moh C. C. a. J. J. A. Tan. 1961. «Cariologia», 17: 400—415.
 Muller H. J. 1925. «Genetics», 10: 470—507.
 Muller H. J. 1951. Radiation Biology. Ed. by A. Hollaender. N. Y., McGraw Hill, 7.
 Pugh H. H. 1917. J. Exper. Zool., 24: 147—209.
 Pogo A. O. a. A. Arce. 1961. Exper. Cell Res., 36: 390—397.
 Redfield J. H. Redfield. 1951. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 16: 1—15.
 Sturtevant A. G. 1936. «Genetics», 21: 615—624.
 Sturtevant D. 1956. «Genetics», 46: 598 (abstr.).
 Sturtevant D. 1956. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 12: 530—532.
 Sturtevant D. 1956. Amer. J. Botany, 36: 422—428.
 Sturtevant W. L. 1955. «Genetics», 40: 928—934.
 Youdale J. L. H. Brooker a. T. Youdale. 1964. Exper. Cell Res., 31: 1—13.
 Youdale J. L. H. 1955. J. Cell Comp. Physiol., 45 (suppl. 2): 189—220.
 Youdale J. L. H. a. R. N. Benveny. 1957. «Genetics», 42: 147—160.

О МЕХАНИЗМАХ НЕРАСХОЖДЕНИЯ ХРОСОМ

М. М. Тихомирова

Явление нерасхождения хромосом, генетически впервые установленное К. Бриджесом (Bridges, 1913) на дрозофиле, широко распространено в природе — оно имеет место у растений, животных и человека.

Сейчас обнаружены более сложные случаи нерасхождения хромосом, чем те, которые наблюдал К. Бриджес. В связи с этим усложнилась и классификация этого явления. Кроме ранее известных первичного (у нормальных особей) и вторичного (у исключительных особей) нерасхождений хромосом, теперь различают также простое (у одного родителя) и двойное (у двух родителей) нерасхождения, а также последовательное нерасхождение хромосом в двух мейотических делениях (Stern, 1960; Stewart, 1960, 1962; Kellsall, 1961). Причем сложные случаи нерасхождения хромосом у животных с образованием жизнеспособных анеуплоидных организмов наблюдаются чаще на половых хромосомах и, как правило, не наблюдаются на крупных аутосомах. У человека известны гипоплоиды типа XO и гиперплоиды типов $XXXX$, $XXXXY$, и не известны анеуплоиды по крупным аутосомам. Очевидно, это связано со спецификой половых хромосом и особенностями их поведения в интерфазе (Lyon, 1962; Moore, 1962; Morishima a. oth., 1962; Ohno, 1963).